

Válasz

Vasas Gábor, az MTA doktora

Buczkó Krisztina MTA doktori pályázatára készített opponensi véleményére

Köszönöm Oppenensemnek, hogy időt talált dolgozatom elolvasására, kritikai megjegyzéseinek megfogalmazására és érdekes elgondolkodtató kérdések összeállítására. Külön köszönöm erőfeszítéseit a részletes morfológiai leírások szakzsargonján. Valóban nem könnyű olvasmány ez senkinek sem, még az igazán fanatikus kovaalga kutatóknak sem, de egyelőre nem tudunk jobbat, így tudjuk az információt kicserélni egymás között, amikor a taxonómiai részleteket finomítjuk.

Kritikai megjegyzéseim:

Figyelembe véve a szilícium-dioxid köznapinévén kova központi jelentőségét a dolgozatban, hiányoltam ezen anyag részletes biogeokémiai ciklusát illetve ezzel összefüggésben annak pH érzékenységét bemutató leírást, hiszen ismerve a lehetséges biológiai, geológiai kondíciókat véleményem szerint komolyan befolyásolhatják a kovaváz megjelenését, tartósságát akár rövid akár hosszú időintervallumban.

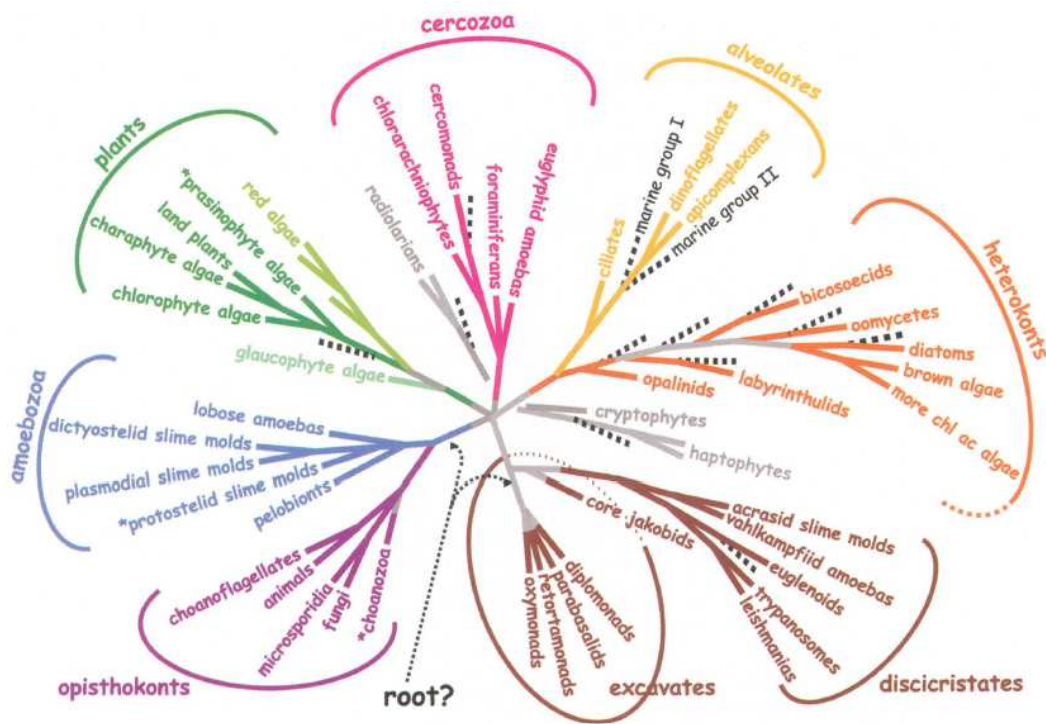
Természetesen igaza van Bírálómnak, egy ilyen rész sokkal kerekébbé tette volna a dolgozatot. Bár az is igaz, hogy az intenzív kutatások ellenére is még számos ponton tisztázatlan a kovasav beépülése a kovavázba. Annak ellenére van ez így, hogy a nanotechnológiai vizsgálatok, a biodízel gyártás kapcsán, de a biogeológiai ciklusoknál is gyakran kerül a kutatás központjába a kérdés. A teljes genomszekvenálás eredményeként annyit már biztosan tudunk, hogy a polifiletikus csoportokban különböző mechanizmusok vesznek részt a váz szintézisében. A *Cylindrotheca fusiformis*-ből mutatták ki először a silaffin típusú fehérjéket, amelyek bonyolult kovastruktúrákat képesek létrehozni. Legalább három transzport gént is el tudtak különíteni kovaalgákban, és az is biztos, hogy ez különbözik a radioláriákban találtaktól (fontos kovavázastengeri csoport). Ez azért is érdekes, mert a Triász/Jura határon, ahol a kovaalgák diverzifikációja megkezdődik, megváltozik a szilíciumanyagcsere az óceánokban, a radioláriákat és szivacsokat (szintén kovavázastervezetek) nagyrészt felváltják a kovaalgák.

Összességében most annyit tudunk, hogy nem egységes a kovabeépülés a különböző polifiletikus diatóma csoportokban. Abban megegyeznek a kutatók, hogy a központi elemek a kova depozíciós vezikulumok (SDV).

Thamatrakoln, K.; Alverson, A.J.; Hildebrand, M. (2006). "Comparative sequence analysis of diatom silicon transporters: toward a mechanistic model of silicon transport". *Journal of Phycology*. 42: 822–834.
[doi:10.1111/j.1529-8817.2006.00233.x](https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00233.x).

A taxonómiai fejezetekben a klasszikus megközelítések értelemszerűen dominálnak, de napjaink filogenetikai, filogenomikai irodalmi adatai-eredményei talán több helyet kaphattak volna.

Elfogadom a kritikát, el kellett volna helyeznem a kovaalgákat az eukarióták Élet fáján (1. ábra; Baldauf, S. L. 2003; Keeling et al. 2005), írnom kellett volna, arról, hogy az endoszimbionta elmélet és a plasztisz evolúció hogyan teszi sokkal érthetőbbé a kovaalgák egyedi tulajdonságait (Baldauf, S. L. 2003). A kovaalgák a heterkont, vagyis felemás ostorosok közé tartoznak, szintestjeikben (amelyeknek száma és elhelyezkedése faji bélyeg) klorofill-a és klorofill-c található. A felemás ostorosoknál a szintesteket 3-4 membrán veszi körül a többszöri endoszimbiózisok következtében.



1. ábra Az Élet fája (Baldauf 2003)

Sajnálom, hogy a dolgozatomból ez valóban hiányzik, annak ellenére, évek óta rendszeresen oktatom – és több ismeretterjesztő írásomban is részletesen írtam róla, előadásaimban is rendszeresen szólok róla, sőt vizsgán is visszakérem. Utólag azt gondolom, hogy mivel ezen a területen nem tudok saját eredményeket felmutatni, ezen információk közzlése irrelevánsnak tűnt. Bízom benne, hogy a közeljövőben meg tudom valósítani régi tervemet és írok egy „kovakönyvet”, amiben sokkal több olyan részlet is szerepelhet majd, ami nem közvetlen eredményem.

Baldauf, S. L. (2003). The deep roots of eukaryotes. *Science*, 300(5626), 1703-1706.

Keeling, P. J., Burger, G., Durnford, D. G., Lang, B. F., Lee, R. W., Pearlman, R. E., Roger, A.J. and Gray, M.W.

"The tree of eukaryotes." *Trends in ecology & evolution* 20, no. 12 (2005): 670-676.

Ezek a megközelítések hogyan befolyásolják a jelenleg ismert, feltételezett igen magas kovaalga taxonok számát?

A jelenleg folyó genetikai, molekuláris vizsgálatok során a kriptikus fajok kimutatásával nő, nem csökken a mintánként elkülöníthető fajok száma. A morfológiai alapon leírt és a genetikai vizsgálatokban megkülönböztett egységek harmonizálására napjainkban komoly erőfeszítések történnek (pl. Keck et al. 2016). A kutatások jelentős része arra törekszik, hogy a magas idő- és költségigényű, ráadásul sok szubjektív elemmel terhelt klasszikus, morfológiai alapú vízminősítést DNS alapokra helyezze (Vasselon et al. 2017).

Természetesen attól, hogy a vízminősítés esetleg molekuláris alapokra helyeződik, ezek a módszerek idősebb anyagokon, fúrásokon még nem alkalmazhatóak. A kovaalgák gyakorlati alkalmazási területein a nagyon gyorsan fejlődő molekuláris irány mellett egyre nagyobb hangsúlyt kap az ún. jelleg alapú (trait-based) közelítés, amelynek lényege, hogy a szinte kezelhetlen diverzitást, gazdagságot valahogy olyan morfológiai- funkcionális csoportokba rendezze, amelyekkel többet tudunk mondani egy-egy rendszer működéséről. Ugyancsak fontos

a jelleg alapú közelítés akkor, amikor egymástól távol eső területeket szeretnénk összehasonlítani (Tapolczai et al. 2016).

Mindezekhez adódik a paleoökológiában az ún. multi-proxy közelítés, amelynek lényege, hogy a környezeti rekonstrukciókban – a faji hovatartozástól függetlenül – minden kvantifikálható tulajdonságot fel lehet használni. Erre jó példa Finkel et al. (2010) munkája, aki javasolja a *Thalassiosira pseudonana* és *Thalassiosira weissflogii*, vázvastagság mérésének bevezetését, mint a tengervíz felszíni szilícium-tartalma becslésének új proxy-ját. Az adatgyűjtés során az elemzést végző feladata, hogy feljegyezze azokat a változásokat, amelyek alapján később a többi adattal (proxival) összevetve minél megbízhatóbb rekonstrukció készülhessen (Birks & Birks 2006). Annak eldöntése, hogy mi a releváns és mi az irreleváns változás, nem automatizálható.

Azt gondolom, hogy a morfológiai, faj alapú közelítésnek óriási előnye, hogy ismételhető, ellenőrizhető, utólagosan további szempontokkal egészíthető ki az elemzés, ha szükséges. Összeségében jelenleg még megbízhatóbb, reprodukálható a klasszikus módszerrel végzett elemzés.

Birks, H. H., & Birks, H. J. B. (2006). Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation history and Archaeobotany*, 15(4), 235-251.

Finkel, Z.V., Matheson, K.A., Regan, K.S., Irwin, A.J. 2010. Genotypic and phenotypic variation in diatom silicification under paleo-oceanographic conditions. *Geobiology*, 8: 433-445.

Keck, F., Rimet, F., Franc, A., & Bouchez, A. (2016). Phylogenetic signal in diatom ecology: perspectives for aquatic ecosystems biomonitoring. *Ecological applications*, 26(3), 861-872.

Tapolczai, K., Bouchez, A., Stenger-Kovács, C., Padisák, J., & Rimet, F. (2016). Trait-based ecological classifications for benthic algae: review and perspectives. *Hydrobiologia*, 776(1), 1-17.

Vasselon, V., Rimet, F., Tapolczai, K., & Bouchez, A. (2017). Assessing ecological status with diatoms DNA metabarcoding: scaling-up on a WFD monitoring network (Mayotte island, France). *Ecological Indicators*, 82, 1-12.

A dolgozat eredményei értelemszerűen a kárpáti-régió béli kovaalgákra fókuszálnak és a vizsgált területek paleoökológiai eredményeit mutatja be és elemzi, néhány esetben egy-egy összehasonlító elemzés más kutató-csoport más régióbeli eredményeivel való összevetés hasznos lehetett volna. Ugyanakkor elismerem, valahol határt kell szabni a mű terjedelmének és nem kérdés hogy az izgalmas és igen szép eredmények kibontása elsődleges kellett, hogy legyen.

A dolgozatban törekedtem regionális összehasonlításokra, aminek leginkább az szab gátat, hogy kevés a jól korolt, nagy taxonómiai felbontással készült szelvény. De, kétségtelenül ez a továbblépés egyik iránya. Elsőként a Kárpátok tavai (Tátra), majd Bulgáriában a Rila és Pirin hegységeinek tengerszemeiben végzett paleolimnológiai adatok összevetése a kézenfekvő. Az Alpok tavaival már jóval nehezebb a hasonlóságok keresése, mert a különböző alapkőzetten fejlődő tavakban más a diatóma összetétel, illetve rossz a szilíciumdioxid vázas algák megtartása. Ebben a metaadatbázisok is segítséget nyújtanak pl. (<http://www.lakecores.ucl.ac.uk/database.php>)

A jelölt többször is utal arra, hogy a vulkáni tevékenység-nagyobb robosztusabb vázak megjelenését eredményezte. A kovaalga méretének, beépült szilikát mennyiségének mi szabhat határt, milyen környezeti tényezők szorítják be ezen mérettartományba az élőlénycsoportot?

Bírálom nehéz kérdést tett fel. Tapasztalati tény, hogy neogénben a tavakban nagytestű, erősen kovásodott vázú kovaalgákat találunk. Litchman et al. 2009. arról számol be, hogy a tengeri

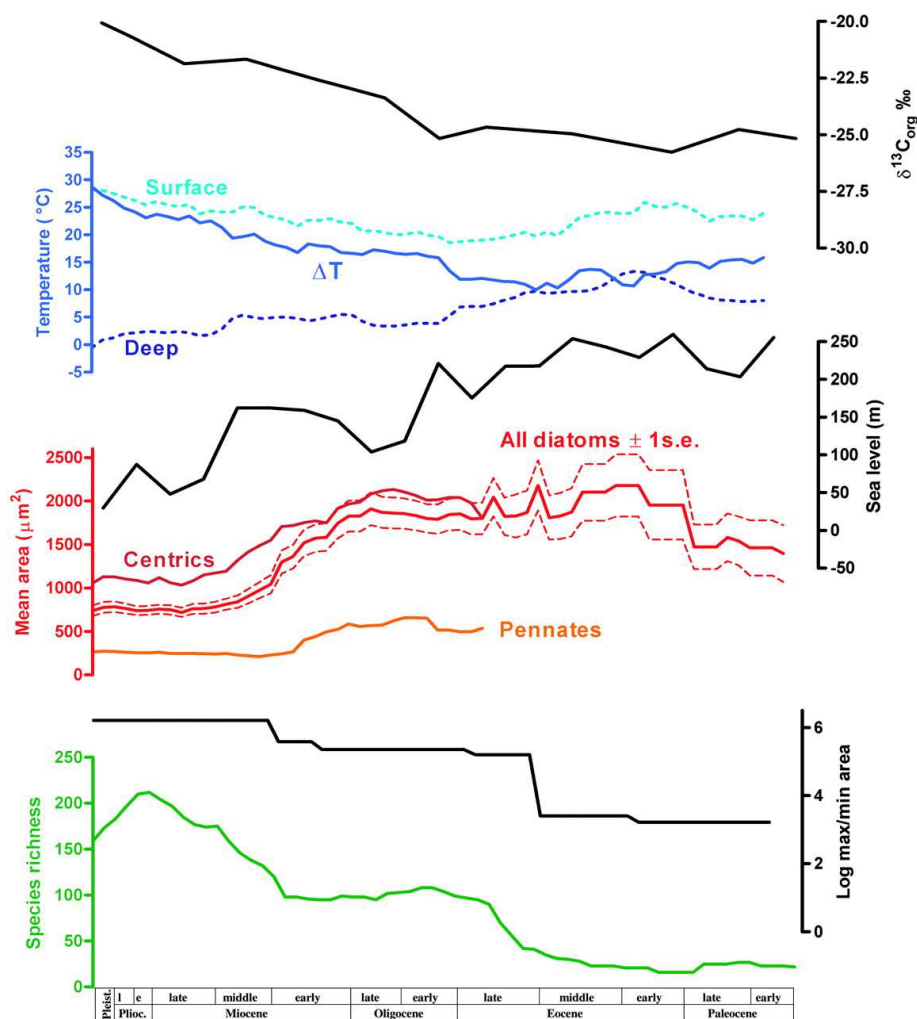
kovaalgák átlagosan nagyobb méretűek, mint az édesvizek, amit alapvetően a különböző tápanyag limitációval magyaráz. Mivel a tengeri fajokra jóval bőségebb irodalom áll rendelkezésre, ebben az irányban kezdtem el a válasz keresését.

Makroevolúciós távlatokból nézve a kovaalgák szerepét a biogeokémiai ciklusokban azt látjuk, hogy a molekuláris órák alapján 165-240 millió évvel ezelőtt jelentek meg, és jelenleg is egyre növekvő divezifikáció jellemzi őket, vagyis az elmúlt 200 millió év kedvez nekik, az általuk megkötött szerves szén mennyisége a tengeri üledékekben az elmúlt 65 millió év alatt fokozatosan nő.

Az óceánok nyílt vizében, ahol a felvehető tápanyag kevesebb, a kisebb méretű diatómák vannak nagyobb arányban jelen; a partok felé közeledve, a feláramló zónákban, nő a nagyobb testűek aránya. Finkel et al. (2005) a legnagyobb paleontológiai adatbázisban – a Neptunban – feldolgoztak minden hozzáférhető adatot melynek során 389 faj méretének alakulását nézték 165 mélytengeri fúrásban. Földtörténi időskálán a kis sejtek csökkenését, a nagyok növekedését mutatták ki, vagyis a legkisebbek és a legnagyobb között nyílik az olló. Átlagosan viszont egyértelmű sejt méret csökkenést (2-5-szörös) mutattak ki. (2. ábra). Megállapították, hogy a kovaalga sejtek mérete a tengerekben jelentősen csökkent az elmúlt 65 millió év alatt, és ez összefüggést mutat a tengervíz felszíni hőmérsékletével.

Sejtméret: Jól ismert tény, hogy a nyílt vízben a tápanyagfelvételben a kis sejt méret, a nagy felszín/térfogat arány előnyt jelent. A 0,5-0,8 mikronos átmérőjű, gömbalakú sejtek (az óceánokban legtöbbször a Prasynophyceae osztály tagja) a legsikeresebbek. A legkisebb kovaalgák térfogatát, ha átszámoljuk gömbbé, akkor 2-4 mikronos átmérőjűek lennének. Az elmúlt 65 millió évben millió évenként 0,4 mikron az átmérőcsökkenés, vagyis vélhetően a hatékonyság növelése irányába hat a méretredukció. A nagy sejtek tekintetében Finkel et al. (2005) elemzéséből azt látjuk, hogy az új fajok megjelenése jár általában extra nagy sejt mérettel. Durván és átlagosan másfél millió évenként ca 10 mikronnal nagyobb sejtű fajok jelennek meg. A legnagyobb sejtek sem haladták meg a 3 millimétert egyik dimenziójukban sem (*Thalassiothrix longissima* és *Ethmodiscus rex*). Munk (1952) számítása szerint az egysejtű fitoplakton szervezetek méretének növekedésének a diffúzió szab határt: a sejt térfogatának növekedésével a felület/térfogat arány csökken, ami a sejt belsejében tápanyag limitációhoz vezet, miközben egyre több energiára van szüksége. Ezért átlagosan 1 mm-nél nem tudnak tovább nőni, hacsak nem találnak valami kisegítő megoldást a tápanyagpótlásra. Az *Ethmodiscus* és *Rhizosolenia* fajok képesek az aktív helyváltoztatásra, így a mélyebb vízrétegekben tápanyadúsabb részekre vándorolnak. Vannak olyan kovaalgák, amelyek nitrogén-kötő szimbioták révén jutnak pótlólagos forrásokhoz, de az is megoldás, amikor megváltoztatják az alakjukat: hosszú, megnyúlt lesz a váz, aminek így a felület/térfogat aránya nagyobb. A kovaalgák tartalék tápanyaga olaj (a biodízel gyártásban nagy reményeket fűznek hozzájuk). Egyes nagyméretű kovaalgák nagy tartaléktápanyag raktározással veszik fel a versenyt, az ökológiában jól ismert K és R statégistákként élnek egymás mellett a kisebb és nagyobb sejtű diatómák. Együttélésük pedig diverz közösséghez vezet a változó tápanyagkínálat mellett.

Bírálom kérdésére messze nem tudtam kielégítő választ adni, hiszen az édesvizek, teresztis élőhelyek, tapadó stratégiákkal bíró, és főleg aktív mozgásra képes fajok esetében ezek a mechanizmusok csak korlátosan igazak. Talán még egy olyan tulajdonsága van a kovaalgáknak, amit érdemes megemlíteni a kérdés kapcsán. Bár minden ismert kovaalga egysejtű, de nagyon változatos módon képesek összekapcsolódni és a sejtek képesek egymással kommunikálni (pl. *Bacillaria paxillifer*), vagyis többsejtű növényként is viselkedni.



2. ábra: Finkel et al. (2005) a kovaalga sejt mérete és diverzitás változása makroevolúciós skálán

Finkel, Z. V., Katz, M. E., Wright, J. D., Schofield, O. M., & Falkowski, P. G. (2005). Climatically driven macroevolutionary patterns in the size of marine diatoms over the Cenozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(25), 8927-8932.

<http://www.pnas.org/content/102/25/8927.long>

Munk, W. H. (1952). Absorption of nutrients by aquatic plants. *J. mar. Res.*, 11, 215-240.

Sarthou, G., Timmermans, K. R., Blain, S., & Tréguer, P. (2005). Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of sea research*, 53(1-2), 25-42.

Litchman, E., Klausmeier, C. A., & Yoshiyama, K. (2009). Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(8), 2665-2670.

Az elmúlt száz százötven évből számos részletes fajlistával, mennyiségi és minőségi értékekkel dokumentált példát ismerünk egyes vízterekben bekövetkezett kovaalga dominált tömeges megjelenésről. Az eltelt évek-évtizedek után ezek a megjelenések, kovacsúcsok kimutathatóak-e; mennyiségi minőségi viszonyaik rekonstruálhatóak e az üledékből?

A paleolimnológiai adatok megbízhatósága ellenőrzésének jól bevált módszere a csapdák kihelyezése. Az üledékben olyan edényeket helyeznek ki, ahol bolygatatlanul és folyamatosan ülepszik a tavi (vagy tengeri) produkció, miközben folyik a felszíni monitoring is. A két adatsor összevetéséből következtetni lehet, arra, hogy mennyire teljes és/vagy reprezentatív az üledék összetétele a tavi éves folyamatokra.

A kiüledő vázak megtartásával a tafonómia tudománya foglalkozik. A kovaalgák savas környezetben nagyon jól megőrződnek, de 8,5-9 körüli pH-nál már sok oldódott formát találunk. Ugyancsak komoly gondot jelenthet az üledék keveredése, áthalmazódása, a folyók által szállított hordalék. A fúrás pont kijelölésén sok múlik a kutatás sikerében.

Ryves, D. B., Jewson, D. H., Sturm, M., Battarbee, R. W., Flower, R. J., Mackay, A. W., & Granin, N. G. (2003). Quantitative and qualitative relationships between planktonic diatom communities and diatom assemblages in sedimenting material and surface sediments in Lake Baikal, Siberia. *Limnology and Oceanography*, 48(4), 1643-1661.

Flower, R. J. (1993). Diatom preservation: experiments and observations on dissolution and breakage in modern and fossil material. In *Twelfth International Diatom Symposium* (pp. 473-484). Springer, Dordrecht. .

Kérdésem édes és sós vízi viszonyokra egyaránt vonatkozik. Be kell lássuk egészen kicsi a valószínűsége annak, hogy ezek a fotoszintetikus parányok a taxonómusok kedvéért, érdeklődő kutatók gyönyörködtetésére hozták létre ezeket a hihetetlen formákat. Milyen teóriák és bizonyított (fiziológias) funkciók köthetők ezekhez kovavázakhoz?

Minden taxonómiai/evolúciós vizsgálat központi kérdése, hogy hol a határa az egyéni variabilitásnak, milyen változatosság fér bele a fenotipikus plaszticitásba, hol kezdődik a fajkelevezés, és mikortól tekinthető valóban önálló taxonómiai egységnek (fajnak) az egyedek egy csoportja.

Tudjuk, hogy a kovaalgák evolúciós léptékkal mérve nagyon fiatal szervezetek, például a *T. pseudonana* és *P. tricornutum*, az óceánok két tömeges kovaalgája a molekuláris órákkal mért időben alig 90 millió évvel váltak el egymástól, de genomjaik annyira különböznek egymástól, mint az emlősöké és a halaké, amelyeknek több 550 millió év állt rendelkezésükre az elválásra (Armbrust 2009).

Nem tudok a kérdésre igazán jó választ adni, Lem a *Summa Technologié*-ban szereplő szabója jut róla eszembe:

„Képzeljünk el egy örült szabót, aki megvarr minden elképzelhető ruhát... A világ nem érdekli, nem tanulmányozza... de pontosan meghatározott alapelvekhez tartja magát, és arra törekszik, hogy ezekből ne jöjjön létre ellentmondás”. Az eredmény egy olyan raktár lenne, amelyben egyes ruhák fákra, lepkékre, kentaurokra stb. illenének rá – mások pedig olyan, képzeletbeli lényekre, melyeket még sosem képzelt el senki (és esetleg el sem lehet képzelni). Ez az örült szabó természetesen a matematika, amely „struktúrákat teremt, csak azt nem tudni, kinek a részére”, és amikor a természettudósoknak egy új probléma megoldásához új eszközökre van szükségük, akkor abban a bizonyos raktárban kezdenek kotorászni – hátha találnak valamit, ami éppen passzol. Ilyen például a mátrixszámítás, amely egészen addig „üres struktúra” volt (vagyis nem volt a valóságra vonatkozó jelentése), amíg Heisenberg rá nem jött, hogy a kvantummechanikában nagyon is jól használható.

<http://jovokutatas.blogspot.hu/2012/07/ami-az-orult-szabo-matematikaja-utan.html>

A kovaalgák is kicsit olyannak tűnnek, mintha lehetőségeiket próbálgatnák. Úgy tűnik, hogy van miből választani, ha másra lesz szükség a folytonosan változó világban.

Armbrust, E. V. (2009). The life of diatoms in the world's oceans. *Nature*, 459(7244), 185.

Végezetül ismét szeretném megköszönni a bírálat során befektetett gondos munkát, figyelmet, a pozitív elbírálást, munkám novumainak elfogadását és, bár nem sikerült minden kérdésre kimerítő választ adnom, de kérem a válaszok elfogadását.

Tisztelettel,

Buczkó Krisztina

Budapest 2018. március 3.